



УДК 582.232:581.121

Р. П. Тренкеншу, к.б.н., зав. отд., **А. Л. Авсиян**, аспирант, **Т. М. Новикова**, аспирант

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ПРОСТЕЙШИЕ МОДЕЛИ РОСТА МИКРОВОДОРОСЛЕЙ 9. ТЕМНОВЫЕ ПРОЦЕССЫ

На основе известных данных о темновом дыхании и экспериментальных сведений о темновой потере биомассы построена обобщенная количественная модель кинетики и динамики темновых процессов в клетках микроводорослей. Модель позволяет описать динамику изменения биохимических составляющих: углеводов, белков и липидов в темновых условиях содержания культуры микроводорослей, динамику интенсивности дыхания клеток в темноте. При использовании усреднённых величин удельной скорости дыхания фитопланктона модель с хорошей точностью описывает экспериментальные результаты, полученные в опытах с культурами микроводорослей. Получены предельные оценки для максимальных и минимальных значений интенсивности дыхания культур микроводорослей, которые практически полностью совпадают с экспериментальными оценками этих величин, измеренных различными авторами.

Ключевые слова: микроводоросли, темновое дыхание, темновая потеря биомассы, моделирование, управление биохимическим составом

К настоящему времени можно уверенно говорить об экспериментальном подтверждении уменьшения плотности культур микроводорослей при относительно длительном (часы) нахождении клеток в темноте. Это явление тесно связано с темновым дыханием и получило название «night biomass loss – ночная потеря биомассы», которая за ночное время может достигать 14% от начальной плотности культуры [7 – 9, 15, 18]. В литературе практически отсутствуют сведения о динамике этих потерь, но рассматривая темновую потерю биомассы как процесс окисления части биомассы клеток, можно косвенно судить о скорости потерь по скорости потребления кислорода культурой микроводорослей. Такого рода измерений достаточно много. Показано, что интенсивность темнового дыхания микроводорослей зависит от предыстории культуры (плотности, освещённости, температуры, продуктивности) и темновых условий (температуры, концентрации кислорода, стадии жизненного цикла, времени нахождения в темноте) [9, 11, 15, 18]. Динамика интенсивности дыхания характеризуется наивысшей скоростью в момент перехода в темновой режим, здесь скорость определяется предшествующими световыми условиями; со временем скорость уменьшается, стабилизируясь через 8 – 12 ч на ми-

нимальном уровне [4, 9, 10, 14]. В экспериментах с пробами озёрного планктона падение скорости дыхания в темноте не зависело от предварительной световой экспозиции, уменьшаясь со временем по экспоненциальному закону с удельной скоростью 0.3 ч^{-1} . Вместе с тем экспериментально показано, что при содержании клеток в темноте более 8 – 12 ч скорость дыхания не остается постоянной, а снижается с удельной скоростью примерно в десять раз меньшей – около 0.04 ч^{-1} [13].

Уменьшение биомассы микроводорослей в темноте закономерно вызывает вопрос о том, какие органические вещества в первую очередь окисляются в процессе темнового дыхания. Экспериментально установлено, что наибольшая темновая потеря биомассы происходит за счёт уменьшения содержания углеводов. Так, в работе с плотной культурой спирулины при её выращивании в естественном свето-темновом цикле было обнаружено, что за ночь содержание углеводов в органической массе уменьшалось почти вдвое – с 34 до 19 %, а содержание белка увеличивалось с 57 до 71 % при незначительном уменьшении доли липидов [18]. В течение дня пропорции биохимических компонентов клеток возвращались к исходным величинам.

Аналогичные данные были получены и для планктонных водорослей, причем авторы наблюдали прямую корреляцию между уменьшением углеводов и скоростью дыхания [13]. Все эти результаты могут быть объяснены исходя из механизма ассимиляции углерода у микроводорослей и накопления клетками углеводов как резервных веществ, окисляющихся в процессе дыхания [3, 15].

На основе этих известных обобщений в предлагаемой работе рассматриваются количественные модели динамики темновой потери биомассы и трансформации биохимического состава клеток микроводорослей.

Кинетика дыхания. Рассмотрим биомассу микроводорослей (B), как совокупность её составляющих. Наиболее общий биохимический состав обычно определяется суммой белков (B_{CN}), углеводов (B_{CH}), липидов (B_{CP}) и зольного остатка (B_M):

$$B = B_{CN} + B_{CH} + B_{CP} + B_M.$$

В момент помещения клеток в темноту биохимический состав будет определяться предысторией. Обозначим этот состав в виде балансового уравнения:

$$B_0 = B_{CN}^0 + B_{CH}^0 + B_{CP}^0 + B_M^0.$$

Углеводную часть биомассы можно представить как сумму структурно связанных (B_{CH}^{str}) и запасных веществ (B_{CH}^r):

$$B_{CH} = B_{CH}^{str} + B_{CH}^r.$$

Введём обозначения для начального момента времени:

$$B_{CH}^0 = B_{CH}^{0str} + B_{CH}^{0r}.$$

Считая, что скорость окисления резервных углеводов не лимитируется концентрацией кислорода, а зависит только от концентрации самих резервных углеводов, можно записать:

$$-\frac{dB_{CH}^r}{dt} = \mu_r^{CH} \cdot B_{CH}^r.$$

Здесь знак минус означает, что в результате окисления количество углеводов

уменьшается со временем t , а μ_r^{CH} представляет собой константу реакции или удельную скорость окисления.

Так как окисление углеводов сопровождается поглощением кислорода (дыханием), то скорость дыхания (V_{CH}) можно выразить через скорость уменьшения концентрации углеводов и стехиометрический коэффициент (ι_{CH}):

$$V_{CH} = -\frac{dO_{2CH}}{dt} = -\iota_{CH} \cdot \frac{dB_{CH}^r}{dt} = \\ = \mu_r^{CH} \cdot \iota_{CH} \cdot B_{CH}^r.$$

Максимальная скорость окисления углеводов будет наблюдаться в начальный момент темнового периода, когда в клетках находится наибольшее содержание резервных углеводов (B_{CH}^{0r}):

$$V_{CH}^m = -\left(\frac{dO_{2CH}}{dt}\right)_m = -\left(\iota_{CH} \cdot \frac{dB_{CH}^r}{dt}\right)_m = \\ = \mu_r^{CH} \cdot \iota_{CH} \cdot B_{CH}^{0r}.$$

Здесь необходимо сделать замечание. Данная модель фактически отражает представления о дыхании как процессе окисления резервных углеводов, что согласуется с результатами цитированных работ. Однако в отдельных работах приведены данные о двух обнаруженных явлениях, которые приводятся, но практически не объясняются. Так, с увеличением темнового промежутка, скорость поглощения кислорода вначале резко снижается, но через 8 – 12 ч переходит на более плавное снижение с удельной скоростью почти на порядок меньшей [13]. Другое явление состоит в том, что за ночной промежуток уменьшается содержание липидов в клетке [18]. Сопоставляя эти данные, можно предположить, что параллельно с окислением углеводов происходит окисление липидов, но удельная скорость их окисления намного ниже.

Запишем этот процесс в виде выражений, которые полностью аналогичны полученным для углеводов, но с другими индексами:

$$B_{CP} = B_{CP}^{str} + B_{CP}^r,$$

$$B_{CP}^0 = B_{CP}^{0str} + B_{CP}^{0r},$$

$$-\frac{dB_{CP}^r}{dt} = \mu_r^{CP} \cdot B_{CP}^r,$$

$$V_{CP} = -\frac{dO_{2CP}}{dt} = -\iota_{CP} \cdot \frac{dB_{CP}^r}{dt} = \mu_r^{CP} \cdot \iota_{CP} \cdot B_{CP}^r,$$

$$V_{CP}^m = -\left(\frac{dO_{2CP}}{dt}\right)_m = -\left(\iota_{CP} \cdot \frac{dB_{CP}^r}{dt}\right)_m =$$

$$= \mu_r^{CP} \cdot \iota_{CP} \cdot B_{CP}^{0r}.$$

Построенная кинетическая модель представлена дифференциальными уравнениями, в которых коэффициенты имеют строгий смысл и позволяют в целом описать процесс дыхания микроводорослей. Кроме того, эти уравнения можно представить в интегральной форме, что позволит оценить относительные скорости процессов и получить уравнения, описывающие изменение скоростей и биохимический состав во времени.

Динамика интенсивности дыхания в темноте. Рассмотрим уравнение для скорости изменения содержания углеводов в биомассе клеток. Эта скорость не зависит от содержания белков, липидов и зольности. Следовательно, уравнение можно проинтегрировать путем разделения переменных при начальных условиях:

$$t = 0, B_{CH}^r = B_{CH}^{0r},$$

$$\int_{B_{CH}^{0r}}^{B_{CH}^r} \frac{dB_{CH}^r}{B_{CH}^r} = -\mu_r^{CH} \cdot \int_0^t dt,$$

$$\ln(B_{CH}^r) - \ln(B_{CH}^{0r}) = -\mu_r^{CH} \cdot t,$$

$$\frac{B_{CH}^r}{B_{CH}^{0r}} = e^{-\mu_r^{CH} \cdot t},$$

$$B_{CH}^r = B_{CH}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}.$$

Теперь можно записать уравнение для динамики скорости дыхания за счет окисления углеводов в виде:

$$V_{CH} = -\frac{dO_{2CH}}{dt} = \mu_r^{CH} \cdot \iota_{CH} \cdot B_{CH}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}.$$

Учитывая что:

$$\mu_r^{CH} \cdot \iota_{CH} \cdot B_{CH}^{0r} = V_{CH}^m,$$

полученное уравнение примет вид:

$$V_{CH} = V_{CH}^m \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t},$$

или в нормированном относительно максимальной скорости виде:

$$V_{CH}^{norm} = \frac{V_{CH}}{V_{CH}^m} = e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}.$$

Аналогичным образом получим динамические уравнения для окисления липидов в темноте и скорости дыхания при этом процессе:

$$B_{CP}^r = B_{CP}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CP} \cdot t},$$

$$V_{CP} = -\frac{dO_{2CP}}{dt} = \mu_r^{CP} \cdot \iota_{CP} \cdot B_{CP}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CP} \cdot t},$$

$$\mu_r^{CP} \cdot \iota_{CP} \cdot B_{CP}^{0r} = V_{CP}^m,$$

$$V_{CP}^{norm} = \frac{V_{CP}}{V_{CP}^m} = e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}.$$

Общая скорость дыхания будет равна сумме скоростей окисления углеводов и липидов:

$$V = -\frac{dO_2}{dt} = V_{CH} + V_{CP},$$

$$V = V_{CH}^m \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t} + V_{CP}^m \cdot e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}.$$

Отношение максимальных скоростей для липидов и углеводов:

$$\frac{V_{CP}^m}{V_{CH}^m} = \frac{\mu_r^{CP} \cdot \iota_{CP} \cdot B_{CP}^{0r}}{\mu_r^{CH} \cdot \iota_{CH} \cdot B_{CH}^{0r}}.$$

Максимальная суммарная скорость поглощения кислорода:

$$V_m = V_{CH}^m + V_{CP}^m.$$

Количественное описание экспериментальных данных. Полученные модели позволяют дать оценку характера динамических кривых для скорости дыхания, изменения биохимического состава клеток и темновой потери биомассы. Точное количественное описание динамики этих процессов возможно только при

известных коэффициентах модели, измеренных независимым образом, однако даже при наличии их примерных значений появляется возможность оценить как характер зависимостей, так и количественные соотношения между коэффициентами.

В качестве экспериментальных данных используем результаты измерения темновой потери биомассы спирулины, выращенной в культуре при естественном [18] и искусственном освещении со светотемновым режимом 16 ч : 8 ч (свет : темнота) [1]. В [18] приведены результаты измерения состава биомассы спирулины в момент захода солнца и на рассвете (табл. 1).

Табл. 1 Изменение общего состава биомассы спирулины в начале и конце светового промежутка времени по данным из работы [18]

Table 1 Changes in total composition of *Spirulina* biomass at the beginning and in the end of light period [18]

Компоненты	Содержание, мг · л ⁻¹			Потери*, мг · л ⁻¹
	восход	заход	восход	
Органическое вещество	686	1165	998	-167
Белок	486	666	707	+41
Углеводы	133	394	195	-199
Липиды	66	105	96	-9

Примечание: Таблица дополнена столбцом с нашими расчетами разности в содержании биохимических компонентов (потери*).

Углеводы. Рассмотрим изменение количества углеводов за ночной промежуток времени. В табл. 1 дано общее количество углеводов в момент начала темнового промежутка времени (закат) – 394 мг · л⁻¹ и в конце его (на рассвете) – 195 мг · л⁻¹. Динамика уменьшения углеводов авторами не исследовалась, но учитывая, что это уменьшение прямопропорционально скорости дыхания и удельная скорость дыхания для естественного фитопланктона равна 0.3 ч⁻¹ [13], примем, что количество углеводов уменьшается с удельной скоростью около 0.3 ч⁻¹. Аналогичные величины получены и в опытах с культурой зелёных микроводорослей при изучении влияния интенсивности света и температуры; авто-

рами было показано, что скорость дыхания зависит от условий выращивания, но скорость уменьшается по экспоненциальному закону и стабилизируется через 8 – 12 ч темновой экспозиции, что говорит о примерно такой же величине удельной скорости [9].

Следующий шаг в моделировании состоит в учёте того, что считается практически для всех растений общепринятым – наличие двух форм углеводов, структурных и резервных. И только резервные углеводы окисляются с образованием макроэргов, обеспечивая энергию и углеродные скелеты для темновых процессов, включая синтез белков и других структурных соединений [3]. Заметим, что в одной из моделей фотосинтеза и дыхания микроводорослей пул углерода представлен суммой его содержания в четырёх компартментах, один из которых является структурным [12].

Ранее мы получили формулу динамики расхода резервных углеводов. Взяв за основу удельную скорость окисления ($\mu_r^{CH} = 0.3 \text{ ч}^{-1}$), мы получим, что в этом случае за 8 – 12 ч почти все резервные углеводы (B_{CH}^{0r}) должны окислиться и к восходу солнца останутся только структурные (B_{CH}^{0str}). Баланс углеводов для начала темнового периода (табл.1):

$$t = 0,$$

$$B_{CH}^0 = B_{CH}^{0r} + B_{CH}^{0str},$$

$$B_{CH}^{0r} = B_{CH}^0 - B_{CH}^{0str} = 394 - 195 = 199 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}.$$

Зависимость общего содержания углеводов в культуре от времени темновой экспозиции будет описываться выражением:

$$B_{CH} = B_{CH}^{0str} + B_{CH}^r,$$

$$B_{CH}^r = B_{CH}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t},$$

$$B_{CH} = B_{CH}^0 - B_{CH}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}).$$

Взяв за начало координат время захода солнца, содержание общих углеводов в начале ночного промежутка времени и потери за ночь, получим формулу для динамики углеводов в культуре:

$$t = 0, B_{CH}^0 = 394, B_{CH}^{0r} = 199,$$

$$B_{CH} = 394 - 199 \cdot (1 - e^{-0.3t}).$$

Расчётные кривые с конечными экспериментальными точками из табл. 1 приведены на рис. 1.

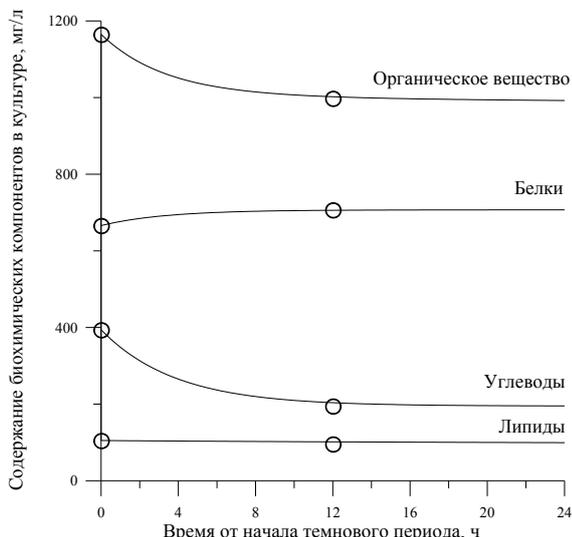


Рис. 1 Динамика биохимических составляющих спирулины, рассчитанная по модельным уравнениям. Экспериментальные точки взяты из работы [18]. (Пояснения в тексте)

Fig. 1 Dynamics of *Spirulina* biochemical components calculated with model equations. Experimental data are from [18]. (See explanations in the text)

Полученные формулы позволяют описать динамику скорости дыхания микроводорослей в темноте. Подставляя известный стехиометрический коэффициент для реакции окисления углеводов

$$(i_{CH} = 0.82 \text{ мл } (O_2) \cdot \text{мг}^{-1})$$

в формулу для скорости окисления углеводов, получим зависимость скорости от времени темновой экспозиции:

$$V_{CH} = V_{CH}^m \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t},$$

$$V_{CH}^m = \mu_r^{CH} \cdot i_{CH} \cdot B_{CH}^{0r} = 0.3 \cdot 0.82 \cdot 199,$$

$$V_{CH}^m = 48.95 \text{ мл } (O_2) \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1},$$

$$V_{CH} = 48.95 \cdot e^{-0.3t}.$$

Липиды. Рассуждая аналогичным образом, для объяснения ночного уменьшения со-

держания липидов (табл. 1) в первую очередь необходимо определиться с величиной удельной скорости их окисления или трансформации в другие продукты. На этот счёт нам не удалось найти экспериментальных данных для микроводорослей. В самом грубом приближении можно предположить, что наблюдаемое медленное темновое дыхание [9, 13] при полном исчерпании резервных углеводов определяется именно окислением липидов. В таком случае удельную скорость уменьшения липидов можно принять равной удельной скорости дыхания. Для фитопланктона медленная составляющая удельной скорости дыхания составляет около 0.04 ч^{-1} [13]. Сделаем оценку скорости окисления запасных липидов, как фактора определяющего темновое дыхание после 8 – 12 ч нахождения клеток в темноте.

Воспользовавшись данными из табл. 1 и приняв удельную скорость окисления липидов равной удельной скорости медленной составляющей для дыхания фитопланктона, можно определить содержание резервных липидов по формуле:

$$B_{CP} = B_{CP}^{str} + B_{CP}^r, B_{CP}^0 = B_{CP}^{0str} + B_{CP}^{0r},$$

$$B_{CP}^r = B_{CP}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CP} \cdot t},$$

$$B_{CP} = B_{CP}^0 - B_{CP}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}),$$

$$B_{CP}^{0r} = \frac{B_{CP}^0 - B_{CP}}{1 - e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}}.$$

Подставляя конкретные данные, получим:

$$t = 0, B_{CP} = B_{CP}^0 = 105,$$

$$t = 12, B_{CP} = 96,$$

$$B_{CP}^{0r} = \frac{B_{CP}^0 - B_{CP}}{1 - e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}} = \frac{105 - 96}{1 - e^{-0.04 \cdot 12}},$$

$$B_{CP}^{0r} \cong 24 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}.$$

В результате получим формулу для описания динамики содержания липидов в темноте:

$$B_{CP} = 105 - 24 \cdot (1 - e^{-0.04t}).$$

Рассчитанная по этой формуле кривая вместе с начальной и конечной экспериментальной точкой (табл.1) показана на рис. 1.

Полученная формула позволяет рассчитать скорость поглощения кислорода при окислении липидов. Для этого применим общепринятый стехиометрический коэффициент ($\iota_{CP} = 1.97 \text{ мл } (O_2) \cdot \text{мг}^{-1}$), тогда скорость дыхания будет описываться полученным нами уравнением:

$$\begin{aligned} V_{CP} &= V_{CP}^m \cdot e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}, \\ V_{CP}^m &= \mu_r^{CP} \cdot \iota_{CP} \cdot B_{CP}^{0r} = 0.04 \cdot 1.97 \cdot 24, \\ V_{CP}^m &\cong 1.89 \text{ мл } (O_2) \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}, \\ V_{CP} &= 1.89 \cdot e^{-0.04t}. \end{aligned}$$

Через 12 ч скорость дыхания будет равна:

$$V_{CP} = 1.89 \cdot e^{-0.04 \cdot 12} = 1.17 \text{ мл } (O_2) \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}.$$

Разделив полученную величину на плотность органического вещества в культуре на рассвете, $998 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (табл. 1), мы получим величину скорости дыхания, отнесённую к единице биомассы ($1.17 \text{ мкл } (O_2) \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$). С учётом зольности микроводорослей (примерно 10%) эта величина полностью совпадает с известными литературными данными о медленной составляющей скорости дыхания фитопланктона.

Сделаем оценку суммарной максимальной скорости дыхания культуры в начальный период темного процесса. По полученным ранее формулам для данных из табл. 1, максимальная скорость дыхания в начале темного периода:

$$V_m = V_{CH}^m + V_{CP}^m = 48.95 + 1.89,$$

$$V_m = 50.84 \text{ мл } (O_2) \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}.$$

Разделив эту величину на плотность органического вещества при наступлении темноты ($1165 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$), получим:

$$\begin{aligned} \frac{V_m}{B_0} &= \frac{50.84 \text{ мл } (O_2) \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}}{1165 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}} = \\ &= 43.6 \text{ мкл } (O_2) \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}. \end{aligned}$$

В перерасчёте на сухую массу клеток получим около $40 \text{ мкл } (O_2) \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, что полностью подтверждается экспериментальными данными для плотной культуры спироулины [11].

Белки. Рассмотрим также экспериментально зарегистрированное увеличение содержания белков во время темного промежутка времени при естественном свето-темновом режиме выращивания микроводорослей. Это явление подтверждено также в экспериментах с фитопланктоном [6, 10] и синхронной культурой микроводорослей [7]. Эти результаты не противоречат современным представлениям о дыхании растений как процессе окисления «избытка» углеводов с образованием предшественников аминокислот [3].

Примем, что синтез белка произошёл за счёт резервных углеводов. Тогда можно вычислить экономический коэффициент, определяя его как отношение (синтезированный белок) / (расход углеводов). Из табл. 1 находим его численное значение:

$$Y_{CH}^{CN} = -\frac{B_{CN}}{B_{CH}} = -\frac{41}{199} = -0.21.$$

Здесь знак минус подчёркивает разнонаправленность процессов. При прочих нелимитирующих факторах скорость темного синтеза белка будет пропорциональна количеству резервных углеводов:

$$\begin{aligned} \frac{dB_{CN}^r}{dt} &= \mu_r^{CN} \cdot Y_{CH}^{CN} \cdot B_{CH}^r = \mu_r^{CN} \cdot Y_{CH}^{CN} \cdot B_{CH}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}, \\ \frac{dB_{CN}^r}{dt} &= \mu_r^{CN} \cdot B_{CN}^{0r} \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}, \end{aligned}$$

где μ_r^{CN} - константа реакции.

Интегрируем последнее уравнение при начальных условиях:

$$\begin{aligned} t = 0, B_{CN}^r &= 0, \\ \int_0^{B_{CN}^r} dB_{CN}^r &= \mu_r^{CN} \cdot B_{CN}^{0r} \cdot \int_0^t e^{-\mu_r^{CH} \cdot t} dt, \\ B_{CN}^r \Big|_0^{B_{CN}^r} &= -\frac{\mu_r^{CN} \cdot B_{CN}^{0r}}{\mu_r^{CH}} \cdot e^{-\mu_r^{CH} \cdot t} \Big|_0^t, \end{aligned}$$

$$B_{CN}^r = \frac{\mu_r^{CN}}{\mu_r^{CH}} \cdot B_{CN}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}).$$

Прирост белка приведён в табл. 1. Учитывая постоянство удельной скорости дыхания, мы можем принять, что:

$$\mu_r^{CN} = \mu_r^{CH} = 0.3, B_{CN}^{0r} = 41,$$

тогда формула для описания динамики белка в темновом процессе будет иметь вид:

$$B_{CN} = B_{CN}^0 + B_{CN}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}),$$

$$B_{CN} = 666 + 41 \cdot (1 - e^{-0.3 \cdot t}).$$

Расчёт по этому уравнению также приведен на рис. 1.

Темновая потеря биомассы. Из полученных моделей следует, что темновая потеря биомассы представляет собой сложную совокупность окислительных и синтетических процессов в клетках микроводорослей. Вместе с тем, темновая потеря биомассы может включать и другие деструктивные процессы [11, 18]. Сделаем оценку темновой потери биомассы на основе предложенных уравнений с использованными коэффициентами. Динамика суммарного изменения органического вещества в клетках микроводорослей будет описываться уравнением:

$$B = B_{CN} + B_{CH} + B_{CP}.$$

Подставляя полученные нами зависимости для каждого компонента, имеем формулы для описания динамики изменения органической массы (табл. 1):

$$B_{CH} = 394 - 199 \cdot (1 - e^{-0.3 \cdot t}),$$

$$B_{CP} = 105 - 24 \cdot (1 - e^{-0.04 \cdot t}),$$

$$B_{CN} = 666 + 41 \cdot (1 - e^{-0.3 \cdot t}),$$

$$B = 983 + 158 \cdot e^{-0.3 \cdot t} + 24 \cdot e^{-0.04 \cdot t}.$$

Расчёт по приведенной формуле показан на рис. 1.

Полученные уравнения позволяют также проследить динамику темновых потерь биомассы за счёт дыхания, но с учётом синтеза белков:

$$B_0 - B = B_{CH}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}) + B_{CP}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}) - \frac{\mu_r^{CN}}{\mu_r^{CH}} B_{CN}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}).$$

Воспользуемся экспериментальными данными снижения биомассы спирулины в темноте, представленными в работе [1].

Табл. 2 Экспериментальные данные по динамике плотности культуры микроводорослей в темновом процессе [1] и расчётные данные по темновой потере биомассы

Table 2 Experimental data of microalgae culture density dynamics in the dark [1] and calculated data of dark biomass loss

Время в темноте, ч	Оптическая плотность, D ₇₅₀	Плотность культуры, г (АСВ) · л ⁻¹	Потери, мг · л ⁻¹
0	1.61	1.045	0
1	1.56	0.992	53
2	1.51	0.971	74
3	1.52	—	—
4	1.51	0.965	80
5	1.49	—	—
6	1.48	0.962	83
7	1.47	—	—
8	1.47	0.960	85

Для количественного описания табличных данных уравнение темновой потери биомассы можно упростить. Для этого используем экономический коэффициент, тогда уравнение примет вид:

$$B_{CN}^{0r} = Y_{CH}^{CN} \cdot B_{CH}^{0r} = 0.21 \cdot B_{CH}^{0r},$$

$$B_0 - B = B_{CH}^{0r} \cdot (1 - 0.21 \cdot \frac{\mu_r^{CN}}{\mu_r^{CH}}) (1 - e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}) +$$

$$+ B_{CP}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}).$$

Также можно принять:

$$\frac{\mu_r^{CN}}{\mu_r^{CH}} = 1,$$

тогда:

$$B_0 - B = 0.79 B_{CH}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CH} \cdot t}) +$$

$$+ B_{CP}^{0r} \cdot (1 - e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}),$$

$$B_0 - B = 0.79 B_{CH}^{0r} + B_{CP}^{0r} -$$

$$- 0.79 B_{CH}^{0r} e^{-\mu_r^{CH} \cdot t} - B_{CP}^{0r} e^{-\mu_r^{CP} \cdot t}$$

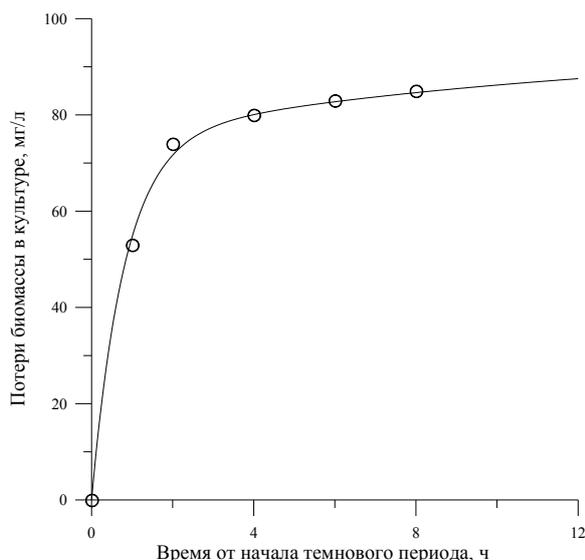


Рис. 2 Зависимость темновой потери биомассы от времени содержания спирулины в темноте (табл. 2). Точки – экспериментальные данные, сплошная кривая – расчет по уравнению
 Fig. 2 Dependence of dark biomass loss on the time of dark (table 2). Points are the experimental data, continuous curve is the calculation by equation

На рис. 2 показано хорошее соответствие расчётных и экспериментальных данных по темновой потере биомассы. Так как автором не изучался биохимический состав клеток, коэффициенты уравнения определялись с помощью математического моделирования. Оказалось (рис. 2), что наилучшим образом экспериментальные точки описываются при соот-

ношении резервных углеводов к липидам как 5 к 1, а удельная скорость окисления углеводов в 15 раз превышает таковую для липидов. Эти результаты не противоречат известным данным, но требуют более тщательных дальнейших исследований.

Заключение. На основе известных данных о темновом дыхании и экспериментальных сведений о темновой потере биомассы построена обобщённая количественная модель кинетики и динамики темновых процессов в клетках микроводорослей. Модель позволяет описать динамику изменения биохимических составляющих: углеводов, белков и липидов в темновых условиях содержания культуры микроводорослей, динамику интенсивности дыхания клеток в темноте. Применяя усреднённые значения для величин удельной скорости поглощения кислорода, полученные различными авторами в опытах с естественным фитопланктоном, удалось с хорошей точностью описать экспериментальные результаты, полученные при работах с культурами микроводорослей. Кроме того, получены предельные оценки для максимальных и минимальных значений интенсивности дыхания, которые практически полностью совпадают с экспериментальными оценками этих величин, измеренных различными авторами.

1. Авсиян А. Л. Динамика темновой потери биомассы в культуре *Arthrospira platensis* // Мор. Экол. Журн. – 2012. – В печати.
2. Тренкеншу Р. П., Авсиян А. Л. Темновое дыхание как фактор потери биомассы микроводорослей // Экология моря. – 2009. – Вып. 79. – С. 63 - 66.
3. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. – М.: Наука, 1987. – 188 с.
4. Brown A. H., Webster G. C. The influence of light on the rate of respiration of the blue-green alga *Anabaena* // Amer. J. Bot. – 1953. - 40, No 10. – P. 753 - 758.
5. Cannell M. G. R., Thornley J. H. M. Modelling the components of plant respiration: some guiding principles // Ann. Bot. – 2000. – 85. – P. 45 - 54.
6. Cuhel R. L. Night synthesis of protein by algae // Limnol. Oceanogr. – 1984. – 29, No 4. – P. 731 - 744.
7. Galloway R. A., Rolle I., Soeder C. J. CO₂ fixation and biosynthetic activity of darkened synchronous *Chlorella fusca* // Arch. Hydrobiol. – 1974. – 73. – P.1-13.
8. Geider R.J., Osborne B.A. Respiration and microalgal growth: a review of quantitative relationship between dark respiration and growth // New phytol. – 1989. - 112. – P. 327 - 341.
9. Grobbelaar J. U., Soeder C.J. Respiration losses in planktonic green algae cultivated in raceway ponds // J. Plankt. Res. – 1985. –7, No.4. – P. 497 – 506.
10. Handa N. Carbohydrate metabolism in the marine diatom *Skeletonema costatum* // Mar. Biol. – 1969. – 4. – P. 208 – 214.

11. *Hu Q., Guterman H., Richmond A.* Physiological characteristics of *Spirulina platensis* (Cyanobacteria) cultured at ultrahigh cell densities // *J. Phycol.* – 1996. – **32**. – P. 1066 – 1073.
12. *Laws E. A., Chalup M. S.* A microalgal growth model // *Limnol. Oceanogr.* – 1990. – **35**, No 3. – P. 597 – 608.
13. *Markager S., Jespersen A.-M., Madsen T. V.* et al. Diel changes in dark respiration in a plankton community // *Hydrobiologia.* – 1992. – **238**, No 1. – P. 119 – 130.
14. *Markager S., Sand-Jensen K.* Patterns of night-time respiration in a dense phytoplankton community under a natural light regime // *J. Ecol.* – 1989. – **77**. – P. 49 – 61.
15. *Morris I., Glover H. E., Yentsch C. S.* Products of photosynthesis by marine phytoplankton: The effect of environmental factors on the relative rates of protein synthesis // *Mar. Biol.* – 1974. – **27**, No 1. – P. 1 – 9.
16. *Raven J. A., Beardall J.* Respiration in aquatic photolithotrophs / *Jiorgio P.A., Williams P.J.B.* Respiration in aquatic ecosystems. – Oxford: Oxford Univ. Press, 2005.—P. 36 – 46.
17. *Thornley J. H. M.* Plant growth and respiration revisited: maintenance respiration defined – it is an emergent property of, not a separate process within, the system – and why the respiration : photosynthesis ratio is conservative // *Ann. Bot.* – 2011. – **108**, No 7. – P. 1365–1380.
18. *Torzillo G., Sacchi A., Materassi R.* et al. Effect of temperature on yield and night biomass loss in *Spirulina platensis* grown outdoors in tubular photobioreactors // *J. Appl. Phycol.* – 1991. – **3**. – P. 103 – 109.

*Поступила 24 февраля 2012 г.
После доработки 11 октября 2012 г.*

Найпростіші моделі росту микроводорослей. 9. Темнові процеси. Р. П. Тренкеншу, Г. Л. Авсіян, Т. М. Новікова. На основі відомих даних про темнове дихання і експериментальних даних про темнову втрату біомаси побудовано узагальнену кількісну модель кінетики та динаміки темнових процесів в клітинах микроводорослей. Модель дозволяє описати динаміку зміни біохімічних складових: вуглеводів, білків і ліпідів в темнових умовах утримання культури микроводорослей, динаміку інтенсивності дихання клітин в темряві. При використанні усереднених величин питомої швидкості дихання фітопланктону модель з хорошою точністю описує експериментальні результати, отримані в дослідях з культурами микроводорослей. Отримано граничні оцінки для максимальних і мінімальних значень інтенсивності дихання культур микроводорослей, які практично повністю збігаються з експериментальними оцінками цих величин, виміряних різними авторами

Ключові слова: микроводорості, темнове дихання, темнова втрата біомаси, моделювання, управління біохімічним складом

The simplest models of microalgae growth. 9. Dark processes. R. P. Trenkeshu, A. L. Avsiyan, T. M. Novikova. Generalised quantitative model of kinetics and dynamics of dark processes in microalgae cells is constructed basing on the known data about dark respiration and experimental data about dark biomass loss. The model allows to describe dynamics of change of biochemical components: carbohydrates, protein and lipids in the dark conditions in microalgae culture, dynamics of cells respiration rate in the dark. When average values of specific respiration rate of phytoplankton are used the model describes the experimental results obtained in experiments with microalgae cultures with good accuracy. Upper and lower bounds of microalgae cultures respiration rates are derived which almost completely coincide with experimental estimations of these values measured by various authors.

Key words: microalgae, dark respiration, dark biomass loss, modelling, biochemical composition control.